Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Strahlenbiologische Untersuchungen II

Über die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Kernteilung der Wurzelspitzen von *Zea mays*

Von

Egon Bersa

(Mit 4 Textabbildungen)

Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. November 1927)

Einleitung.

Nach den vorliegenden Erfahrungen mußte man annehmen, daß viele Pflanzen, im Gegensatz zum tierischen Gewebe, nicht oder kaum auf Bestrahlung reagieren. Die in meiner ersten Mitteilung (Bersa, I, 1926) beschriebenen Wachstumsversuche an *Sinapis alba*, einer Pflanze, die gegen Röntgenstrahlen sehr resistent sein soll (siehe Iven, 1925), zeigen aber gerade, daß selbst schwache Dosen eine unerwartet deutliche Wirkung auf das Wachstum hervorbringen. Es schien mir daher von Interesse, festzustellen, ob sogenannt röntgenresistente Pflanzen sich zytologisch nicht ähnlich verhalten, wie etwa *Vicia faba* (Koernicke, Pekarek). Mit Rücksicht darauf wurden zunächst bestrahlte Wurzeln von *Sinapis* fixiert. Bei weiterer Präparation erwies sich das Material wegen seiner Zartheit als nicht sehr günstig, weshalb zu einer anderen Pflanze gegriffen wurde. *Zea mays* erschien mir dazu recht geeignet, um so mehr, als sie nach Koernicke (1923) ebenfalls sehr strahlenresistent sein soll. Ich habe schon seinerzeit eine Anzahl Wurzeln bestrahlt. Die Untersuchung der fixierten und geschnittenen Wurzeln ergab, daß eine Dosis von 18 H nach 8 und 19 Stunden eine sehr starke Depression der Kernteilungsfrequenz hervorrief, ohne daß aber eine sichtbare, pathologische Veränderung an den Zellkernen aufgetreten wäre (Bersa, I, 1926, p. 448).

Eine Reihe von Fragen mußte aber dabei offen gelassen werden, besonders die, ob die Kernteilungsfrequenz bei der Erholung der Wurzeln wieder auf das normale Maß zurückgeht. Es wurde daher eine größere Versuchsserie eingeleitet und das Material im wesentlichen zytologisch verarbeitet.

Methodik.

Es wurden *Zea mays*-Samen der Ernte 1926[1] verwendet. Eine entsprechende Anzahl wurde durch 24 Stunden in Leitungswasser bei Zimmertemperatur und

[1] Tiroler Mais von einem Versuchsfeld in Talerhof. Für die Überlassung der Samen bin ich der Direktion der landwirtschaftlichen Winterschule in Talerhof zu Dank verpflichtet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ohne besonderen Lichtschutz eingeweicht. Fehlerfreie und tunlichst gleich große Samen wurden nun in Sägespäne gesetzt, mit einer Glasscheibe bedeckt und im tiefsten Schatten des Zimmers durch 4 Tage stehen gelassen. Feuchtes Filterpapier an der Innenseite der Glasscheibe verhinderte das Austrocknen der Keimlinge.

Sämlinge mit 2 bis 2·5 *cm* langer Wurzel von möglichst gesundem Aussehen wurden ausgewählt und in vier gleiche Gruppen geteilt, von denen drei bestrahlt wurden. Die verwendeten Dosen betrugen 4 H, 8 H und 16 H (Holzknechteinheiten); den Dosen entsprach eine Bestrahlungsdauer von 7, 14 und 28 Minuten.

Die Röntgenapparatur wurde bereits bei früherer Gelegenheit ausführlich beschrieben (Bersa, 1926). Es wurde mit Härte II (siehe p. 435) bestrahlt, d. h. bei einer parallelen Funkenstrecke von 10 *cm*; 2 Milliampère: Frequenz des Unterbrechers 55; ohne Filter. Der Abstand von der Antikathode betrug 19·5 *cm*.

Während der Bestrahlung befanden sich die Keimlinge in einer mit Filterpapier ausgelegten Glasschale; die Wurzelspitzen waren zum Zentralstrahl gerichtet, so daß eine gleichmäßige Bestrahlung gesichert war. Um das Austrocknen zu verhindern und eine eventuelle Wärmewirkung abzuhalten, wurden sie mit feuchtem Filterpapier zugedeckt. Die Kontrollen wurden ganz gleich behandelt, aber nicht bestrahlt.

Nach der Bestrahlung wurden die Keimlinge mit den Wurzeln durch ein dünnes, paraffiniertes und mit Löchern versehenes Brettchen gesteckt. Die Wurzeln konnten so in eine mit Wasser gefüllte Keimschale, die darunter gestellt wurde, eintauchen. Da das Brettchen die Keimschale deckte, befanden sich die Wurzeln praktisch im Dunkeln; es herrschte Zimmertemperatur.

Je fünf Wurzelspitzen jeder der vier Gruppen wurden 12, 24, 36 und 48 Stunden nach Beendigung der Bestrahlung fixiert. Als Fixierungsmittel kam Zenker'sche Lösung in Verwendung. Sie wurden dann in der üblichen Weise über Alkohol und Benzol in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Schnittdicke betrug 6 und 7 μ, bei einigen 5 μ. Die Färbung erfolgte nach Heidenhain mit Eisen-Hämatoxylin.

Zur Ermittlung der Teilungsfrequenz wurden von jeder Wurzel zehn mediane Schnitte ausgewählt. Um zu vermeiden, daß ein und derselbe Kern doppelt gezählt werde, wurden zwischen den ausgezählten Schnitten immer (durchschnittlich zwei) Schnitte ausgelassen.

Mit Glasfäden wurde in einem Okular (II, Reichert) ein Rechteck gebildet, das eine entsprechende Fläche aus dem Gesichtsfeld herausschnitt. Mit dieser Vorrichtung und einem beweglichen Objekttisch wurden nun in jedem der zehn Schnitte sämtliche Teilungsfiguren gezählt. Die Zählung erstreckte sich auf 1 *mm* Länge der Wurzelspitze, unter der Wurzelhaube beginnend. Die gezählten Teilungsfiguren wurden in vier Gruppen gebracht, die in folgendem charakterisiert werden:

Ähnlich wie bei Stålfelt werden als Klasse I jene Kerne bezeichnet, die sich in vorgeschrittenem, lockerem Knäuel befinden. Ihre Chromosomen sind schon deutlich voneinander getrennt und haben ihre endgültige Dicke bereits so ziemlich erreicht. Die Membran ist meist noch nicht aufgelöst, wohl setzt aber schon die beginnende Polstrahlung an den Kern an. Die Abgrenzung dieser Teilungsphase gegen die frühen Prophasenstadien ist natürlich einigermaßen unsicher.

Klasse II. Metaphase, und zwar der typische Aster einschließlich einer eventuell sichtbaren Chromosomenspaltung.

Klasse III: Anaphase, und zwar die Beförderung der Chromosomen zu den Polen (Diaster); Phragmoplastbildung noch nicht vorhanden.

Klasse IV: Telophase, alle Stadien mit Phragmoplast und solche, bei denen die Trennungswand der Tochterzellen noch nicht vollendet ist.

Die erhaltenen Zahlen wurden auf eine Schnittdicke von 6 μ umgerechnet und auf 50 Zellreihen bezogen (nach Stålfelt). Jede Gruppe zu fünf Wurzeln[1] ergab also 200 Zahlen; daraus wurde nun der Mittelwert gerechnet. Die Summe der vier Phasen ergab in jedem Schnitt die Gesamtsumme der Kernteilungen. Aus den 50 Zahlenwerten konnte nun variationsstatistisch die Zahl der Kernteilungen für einen Schnitt gerechnet werden, um die Fehlergrenze festzustellen.

Ergebnisse.

I. Kernteilungsfrequenz und Kernphasenverhältnis.

Die Versuchsprotokolle in extenso wiederzugeben, verbietet mir der Raummangel. Ich bringe daher die für jede Wurzel aus zehn Schnitten erhaltenen Mittelwerte am Schluß der Arbeit in Tabellenform. Aus ihnen kann man jederzeit die dargestellten Kurven und angeführten Werte überprüfen.

Versuchsserie I.

Tabelle 1.

Zahl der Kernteilungen per Schnitt von 6 μ Dicke, bezogen auf 50 Zellreihen, in % der Kontrolle.

Bestrahlungsdosis / Stunden nach der Bestrahlung	0	4 H	8 H	16 H
12	100	64·0	45·7	21·9
24	100	71·9	30·9	9·6
36	100	88·3	76·7	25·3
48	100	93·6	85·5	52·3

Aus Tabelle 1 und der dazugehörigen Fig. 1 geht zunächst hervor, daß die Bestrahlung in den verabreichten Dosen eine vorübergehende Herabsetzung der Teilungsfrequenz bewirkt. Dies war schon nach dem bereits mitgeteilten, vorläufigen Versuch (Bersa, I, p. 448) bei den höheren Dosen zu erwarten. Ich fand damals, daß bei einer Bestrahlung von *Zea mays*-Wurzeln mit 18 H nach

[1] Nur in zwei Gruppen konnten bloß vier Wurzeln verwendet werden, da zwei durch Verletzung unbrauchbar geworden waren.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

8 und 19 Stunden die Zahl der Kernteilungen auf zirka 10% der Kontrollen gefallen war. Aus diesem Versuch war allerdings nicht ersichtlich, ob die Kernteilungsfrequenz wieder ansteigen kann, mit andern Worten, ob eine Erholung einsetzt.

Fig. 1 gibt nun ein klares Bild. Wir sehen, daß selbst bei der hohen Dosis von 16 H schon nach 36 Stunden eine Zunahme der Kernteilungen eintritt und sich in steiler Linie dem Normalwert wieder nähert. Die Form der Kurve ähnelt sehr der schon von Politzer (II, 1924, p. 95) dargestellten Kurve. Wir sehen zuerst ein Absinken der Teilungsfrequenz das um so rascher erfolgt,

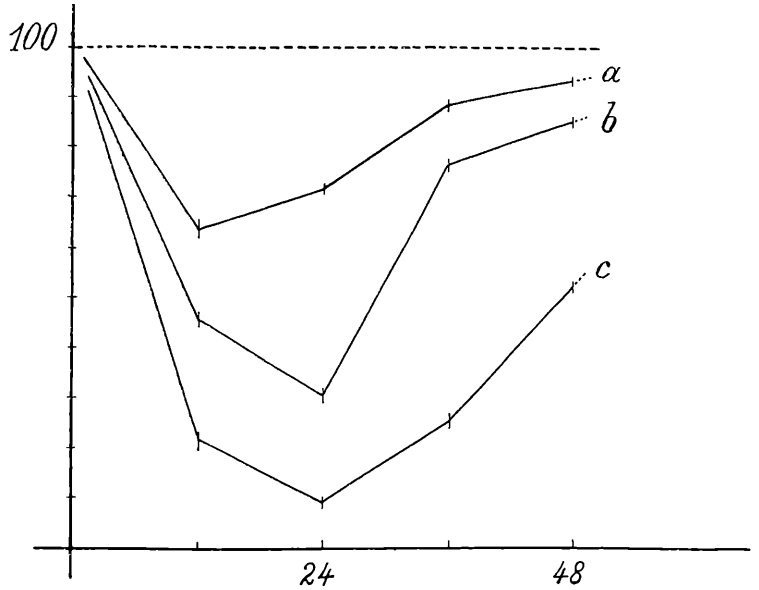

Fig. 1. Kernteilungsfrequenzkurven, dargestellt in Prozent der Kontrollen (punktierte Linie). Ordinate = Zahl der Kernteilungen in Prozent. Abszisse = Stunden nach der Bestrahlung. *a* Wurzeln mit 4 H, *b* mit 8 H, *c* mit 16 H bestrahlt.

je höher die Dosis ist. In keinem Fall werden aber die Wurzeln kernteilungsfrei. Wir haben auch bei 16 H noch zirka 10% Teilungen, ein Zeichen also, daß diese Dosis noch keine sehr schweren Schädigungen hervorgerufen hat. Noch klarer geht dies aus der Tatsache hervor, daß sofort nach dem Teilungsminimum die Frequenz wieder zunimmt. Allerdings ist damit noch nicht bewiesen, daß die Erholung eine definitive ist. Sie könnte auch eine scheinbare sein, etwa in der Weise erfolgen, wie sie Pekarek (1927) bei *Vicia faba* beschrieben hat. Er findet auch bei Dosen, die nachträglich zum Tode der Wurzel führen, zuerst ein rasches Absinken der Zellteilungsfrequenz bis zum Nullpunkt, worauf nach kurzer Zeit eine Erholung eintritt. Die Teilungsfrequenz kann wieder bis zu 40% ansteigen, sinkt aber dann bald endgültig auf Null herab. Die Folge ist daher ein bei *Vicia faba* nach wenigen Tagen

eintretender Wachstumsstillstand, der unter der charakteristischen Bräunung und Verdickung der Wurzel schließlich zu deren Tode führt (Koernicke, Komuro, Pekarek).

Ein solcher Wachstumsstillstand tritt nun bei unseren Wurzeln nicht ein.

Um dies zu erweisen, wurde ein eigener Versuch angestellt. Sorgfältig ausgesuchte *Zea mays*-Samen wurden 48 Stunden in Leitungswasser eingequollen und das Wasser einige Male gewechselt. Hierauf kamen die nochmals ausgesuchten Samen in tönerne Keimschalen mit Sägespänen, in denen sie drei Tage verblieben. Die Schalen standen im Zimmer ohne besonderen Lichtschutz. Die mittlere Temperatur hielt sich in dieser Zeit auf 23 bis 24° C. Ausgewählte Keimlinge von möglichst gleicher Länge (zirka 6 *cm*) erhielten unter denselben Bedingungen wie die vorhergehenden eine Bestrahlung von 4 H und 16 H. Eine ebenso ausgesuchte, aber unbestrahlte Gruppe diente als Kontrolle. Jede Gruppe wurde in einen Sachs'schen Wurzelkasten gesetzt, wie ich ihn seinerzeit beschrieben habe (Bersa, I, 1026, Fig. 5). Die Wurzeln wuchsen zwischen Glas und feuchtem Filterpapier. Außerdem war der Innenraum locker mit Sägespänen ausgefüllt. Das Ergebnis der Wurzelmessungen bringt Tabelle 2.

Versuchsserie II.

Tabelle 2.

Kulturversuch; Wurzellänge (vom Wurzelhals an gemessen).

Tage nach der Bestrahlung	Länge in *cm*		
	Kontrolle	4 H	16 H
1	$8{\cdot}78 \pm 0{\cdot}16$ $\sigma = \pm 1\ 16$	$9{\cdot}00 \pm 0{\cdot}18$ $\sigma = \pm 1{\cdot}27$	$8{\cdot}60 \pm 0{\cdot}12$ $\sigma = \pm 0{\cdot}87$
	$11{\cdot}72 \pm 0{\cdot}24$ $\sigma = \pm 1{\cdot}67$	$11{\cdot}36 \pm 0{\cdot}21$ $\sigma = \pm 1{\cdot}49$	$10{\cdot}08 \pm 0{\cdot}16$ $\sigma = \pm 1\ 12$
3	$14{\cdot}08 \pm 0{\cdot}22$ $\sigma = \pm 1{\cdot}97$	$13{\cdot}13 \pm 0{\cdot}27$ $\sigma = \pm 1{\cdot}91$	$10{\cdot}86 \pm 0{\cdot}16$ $\sigma = \pm 1\ 15$
4	$16{\cdot}6 \pm 0{\cdot}32$ $\sigma = \pm 2{\cdot}27$	$14{\cdot}79 \pm 0{\cdot}28$ $\sigma = \pm 1{\cdot}93$	$11{\cdot}24 \pm 0{\cdot}18$ $\sigma = \pm 1{\cdot}26$
6	$22{\cdot}00 \pm 0{\cdot}43$ $\sigma = \pm 3{\cdot}04$	$18{\cdot}09 \pm 0{\cdot}39$ $\sigma = \pm 2{\cdot}76$	$11{\cdot}78 \pm 0{\cdot}20$ $\sigma = \pm 1{\cdot}39$
	$24{\cdot}02 \pm 0{\cdot}44$ $\sigma = \pm 3{\cdot}11$	$19{\cdot}40 \pm 0{\cdot}41$ $\sigma = \pm 2{\cdot}81$	$11{\cdot}99 \pm 0{\cdot}21$ $\sigma = \pm 1{\cdot}49$
9	—	$22{\cdot}19 \pm 0{\cdot}44$ $\sigma = \pm 3{\cdot}07$	$12{\cdot}52 \pm 0{\cdot}27$ $\sigma = \pm 1{\cdot}88$
12	—	—	$13{\cdot}64 \pm 0{\cdot}46$ $\sigma = \pm 2{\cdot}81$
14	—		$14{\cdot}36 \pm 0{\cdot}49$ $\sigma = \pm 3{\cdot}45$

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wir sehen hier eine ausgesprochene Verzögerung des Wachstums eintreten, die bei 4 H sehr gering, bei 16 H aber sehr beträchtlich ist. Die variationsstatistische Berechnung der Werte läßt keinen Zweifel darüber, daß sich speziell auch die Werte der 4-H-Gruppe sicher von der Kontrolle unterscheiden lassen und nicht durch die Variabilität des Materials verursacht sind. Auch die Bildung der Nebenwurzeln ist verzögert. Am sechsten Tag hatten die Kontrollen auf einer Länge von zirka 6 *cm* reichlich Nebenwurzeln gebildet, die zum Teil bis 1 *cm* lang waren. Bei der 4-H-Gruppe traten an diesem Tage die Nebenwurzeln erst auf, entwickelten sich späterhin sehr gut, waren aber in Länge und Zahl deutlich hinter den Kontrollen zurück. Bei der 16-H-Gruppe traten Nebenwurzeln erst sehr spät auf, am zwölften Tag nach der Bestrahlung. Die Wurzeln waren auch deutlich schmächtiger als bei den anderen Gruppen. Ein Wachstumsstillstand tritt aber bei diesen Bestrahlungsdosen offensichtlich nicht ein, sondern wir finden, soweit es sich durch Messung verfolgen läßt, eine ausgesprochene Erholung, die um so rascher vor sich geht, je schwächer die Dosis war.

Daraus geht aber auch hervor, daß die Röntgenschädigung, die sich in einer Herabsetzung der Teilungsfrequenz äußert, an sich nicht irreparabel ist, wie auch Erfahrungen an Farnprothallien (Linsbauer, 1926) gezeigt haben. Die Nekrose von röntgenbestrahlten Zellen und Geweben kann daher nur indirekt mit der Hemmung der Kernteilung zusammenhängen. Auf die Beziehung zwischen Kernteilung und Wachstum komme ich später noch zurück.

Tabelle

Zahl der Kernteilungsphasen in Prozent der Kontrollen.

Stunden nach der Bestrahlung	P	M	A	T	P	M	A	T
	Kontrollen				4 H			
12	27·8	40·2	10·4	21·6	15·2	24·6	8·3	15·9
24	25·3	40·6	9·0	25·3	10·1	30·9	8·4	22·5
36	24·7	37·5	7·0	30·9	25·6	31·3	5·8	25·7
48	25·2	38·8	6·8	29·2	19·4	35·5	7·9	30·7
	8 H				16 H			
12	8·5	18·9	6·5	11	6·0	10·3	2·4	3·3
24	4·5	13·9	2·4	10·1	0·5	4·5	1·2	3·4
36	24·3	29·0	5·6	17·7	6·7	10·8	1·8	6·1
48	19·2	33·1	6·7	26·4	12·6	19·7	3·6	16·2

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Interessante Aufschlüsse lassen sich nun aus der Kernphasenverteilung erhalten (Fig. 2 und Tab. 3). Bei den Kontrollen erfolgt während 48 Stunden keine besondere Verschiebung des relativen Zahlenverhältnisses der Phasen zueinander. Nur die Telophasen nehmen aus unbekannten Gründen merklich zu.

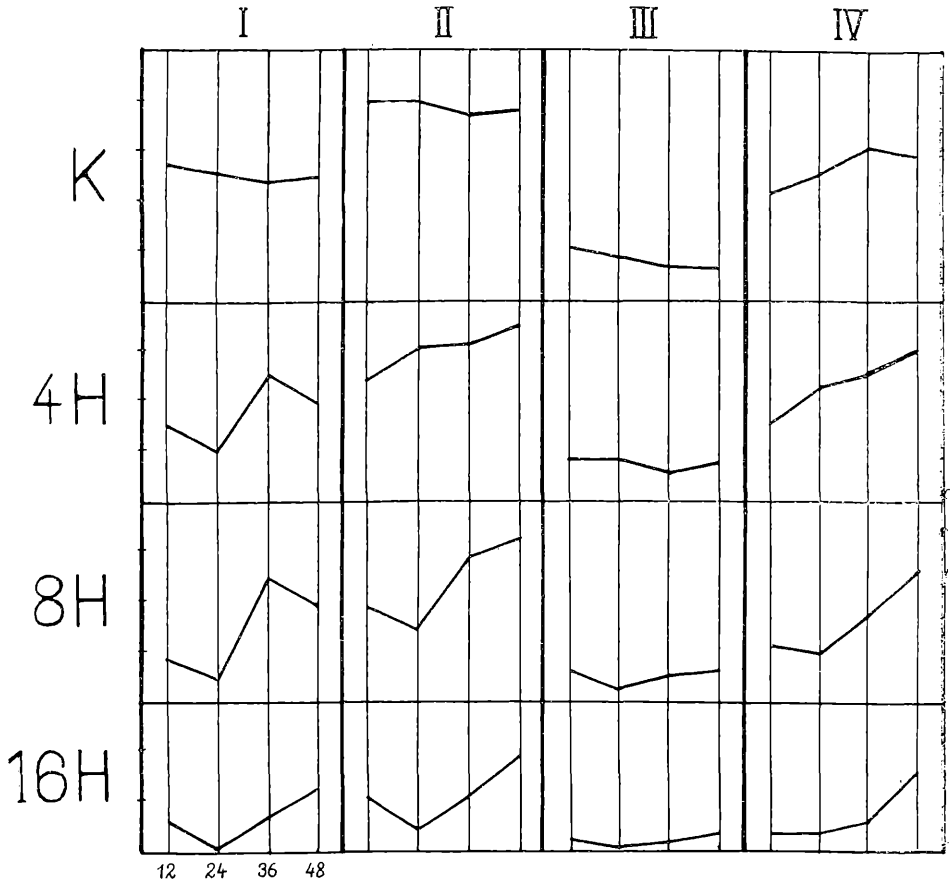

Fig. 2. Zahl der Kernteilungsphasen 12 bis 48 Stunden nach der Bestrahlung ausgedrückt in Prozent der Kontrollen (siehe Tab. 3). I Prophase, II Metaphase, III Anaphase, IV Telophase (siehe die Einteilung p. 384).

Bei den bestrahlten Gruppen dagegen ist folgendes zu beobachten. Die Werte für die Meta- und Telophasen gehen zuerst rasch herunter, um sich dann, je nach der Dosis, mehr oder weniger steil dem normalen Werte zu nähern. Ähnliches ist auch bei der Anaphase zu beobachten, doch sind hier die Ausschläge viel geringer. Diese drei Phasen bieten also nichts Auffallendes.

Charakteristisch ist dagegen das Verhalten der Prophasen. Ihre Kurve nimmt in allen Bestrahlungsgruppen zuerst sehr rasch ab,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

macht aber dann eine scharfe Zacke nach oben, als sollte nachgeholt werden, was versäumt wurde.

Die Erklärung dieser Kurven ist, glaube ich, ziemlich einfach. Das Verhältnis der Phasen zueinander hat sich, mit Ausnahme der Prophasen, kaum verschoben. Die Hemmung durch die Bestrahlung muß also vor dem Prophasenstadium eingetreten sein. Sie dauert nicht lange: schon 36 Stunden nach der Bestrahlung setzen neue Prophasen ein und damit die Wiederaufnahme der Zellteilungstätigkeit. Allerdings zeigt sich jetzt ein neues Phänomen, nämlich der sogenannte »Sekundäreffekt« Politzer's.

II. Sekundäreffekt.

Aus den Beobachtungen von Koernicke, Komuro, Politzer, Pekarek und anderen wissen wir, daß nach stärkerer Bestrahlung der Mechanismus der Kernteilung gestört wird. Die mannigfaltigsten Störungen der Kernteilungsbilder treten auf, die sich von den eben erkennbaren Abweichungen bis zu den schwersten Degenerationsprozessen von Kern und Zelle erstrecken. Eine eingehende Analyse dieser Veränderungen haben insbesondere Alberti und Politzer für tierische Objekte, Pekarek für *Vicia faba* ausgeführt. Beider Resultate stimmen gut miteinander überein. Die Veränderungen des Kernteilungsbildes in den von mir bestrahlten und untersuchten *Zea mays*-Wurzeln weichen im großen ganzen nicht von den schon bekannten ab.

Die in meiner ersten Mitteilung (1926) erwähnten Wurzeln, die eine Dosis von 18 H erhielten, waren nach 8 und 19 Stunden fixiert worden. Außer der auffälligen Verminderung der Teilungszahlen war nichts Bemerkenswertes zu sehen. Die Kernteilungen waren bei den bestrahlten Wurzeln denen der Kontrollen ganz gleich. Es war also weder ein »Primär-« noch ein »Sekundäreffekt« im Sinne Politzer's zu beobachten. Damals schrieb ich diesen vollständigen Mangel irgendwelcher sichtbarer Änderungen an den Kernteilungsbildern der für *Zea mays* in Hinblick auf die große Strahlenresistenz zu geringen Dosis zu. Ich wertete damals das Eintreten einer Depression der Kernteilungen schon als positiven Bestrahlungserfolg.

Die zweite umfangreichere Versuchsserie, deren Kernteilungsfrequenz gemessen wurde, zeigte in Übereinstimmung mit der ersten Serie nach 12 und 24 Stunden keine pathologisch veränderte Mitosen. Um so häufiger und deutlicher sind solche nach 36 und 48 Stunden zu beobachten. Diese Kernteilungsanomalien, die erst im aufsteigenden Ast der Kernteilungsfrequenzkurve auftreten, gehören aus diesem Grund und wegen der an ihnen beobachteten Veränderungen zum »Sekundäreffekt« Politzer's. Die beobachteten Anomalien sind allerdings viel schwächer ausgeprägt als die bei Alberti, Politzer und Pekarek beschriebenen.

Zumeist treten sie erst später in Erscheinung. Die Spirem- und Asterbildung geht ziemlich normal vor sich. Erst beim Auseinanderweichen der Chromosomen treten die ersten Unregelmäßigkeiten auf. Sie äußern sich darin, daß die Chromosomen räumlich (daher auch zeitlich) auseinandergezerrt sind; während ein Teil schon den Pol erreicht hat, befinden sich andere noch auf der Wanderung oder in der Mitte der Zelle. Außerdem sind die

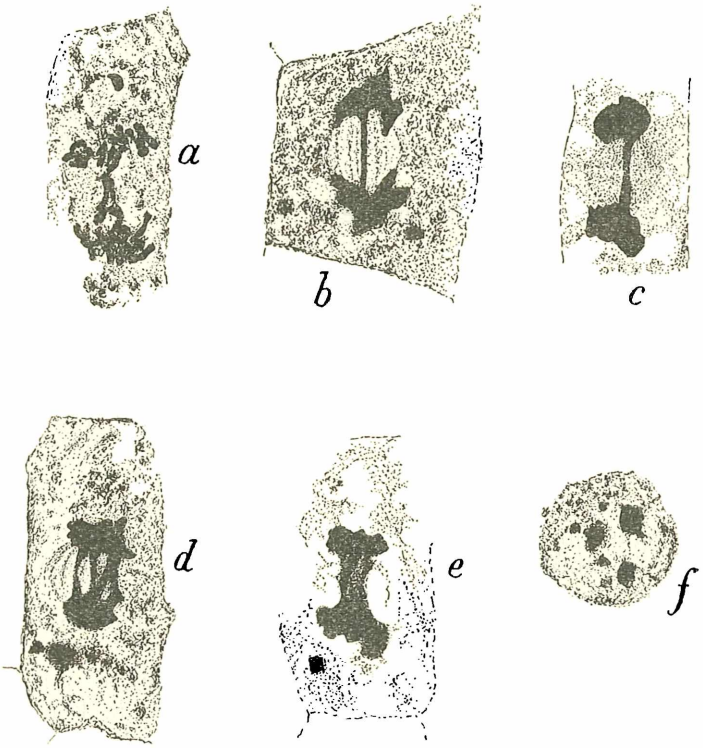

Fig. 3. Abnorme Kernteilungen.

Wurzel 3; 48 Stunden nach der Bestrahlung mit 16 H; Schnitt 42. — *b* 16 H. 48 Stunden; 1; Schnitt 60. — *c* 16 H; 48 Stunden; 1; Schnitt 67. — *d* 16 H; 48 Stunden; 1. — *e* 16 H; 48 Stunden; 1; Schnitt 60. — *f* 16 H; 48 Stunden; 1 Schnitt 65. — Mit Zeichenapparat unter Zuhilfenahme von Mikrophotographien gezeichnet. Vergrößerung zirka 1200.

einzelnen Schleifen im Raum desorientiert, so daß man vielfach den Eindruck hat, es seien die Chromosomen regellos durch die Zelle zerstreut.

Diese Stadien sind aber weitaus weniger häufig. Viel auffallender und überaus zahlreich vertreten ist die Bildung von Chromosomenbrücken. Oft war im Gesichtsfeld keine einzige Meta- und Telophase zu finden, die nicht wenigstens Spuren solcher

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Veränderungen aufgewiesen hätte. Besonders zahlreich waren diese Bilder 36 Stunden nach der Bestrahlung. Einige charakteristische Typen sollen die beigefügten Abbildungen wiedergeben (Fig. 3, *a* bis *f*).

zeigt einen Diaster, dessen Chromosomen zum Teil durch Verkleben ihrer Enden am Auseinanderweichen verhindert wurden. Unter *b* und *c* sind zwei Telophasen mit einfacher Chromosomenbrücke wiedergegeben, wie sie in den Präparaten am häufigsten zu finden waren. Diese Brücken bleiben oft noch lange erhalten. Selbst an Tochterkernen, die, ihrem Aussehen nach, sich schon in der Interphase befanden, sind hie und da noch Reste von Brücken zu sehen. Solche Brücken waren oft noch erhalten, wenn die neue Membran die Zelle schon fast abgeschnürt hatte. Sie müssen aber jedenfalls schließlich durchreißen und in die Tochterkerne aufgehen, denn in den späteren Präparaten waren keine Ruhekerne mit solchen Brücken zu entdecken. *d* und *e* sind Telophasen mit zwei bis drei Brücken *(d)* oder mit breiter bandförmiger Brücke *(e)*. Solche Fälle waren selten. *f* dagegen stellt eine Karyolyse des Ruhekernes dar. Dieser letztere Fall wurde nur dreimal beobachtet, und zwar nur in den mit 16 H bestrahlten Wurzeln.

Bei eingehendem Studium dieser Mitosen hat man den Eindruck, als hätte das Chromatin wesentliche Veränderungen erlitten. Bei den normalen Mitosen sind die einzelnen Chromosomen gegeneinander scharf und deutlich abgegrenzt. Bei den Mitosen des Sekundäreffektes haben die Chromosomen die Tendenz, sich zusammenzuballen, miteinander zu verkleben; gleichzeitig können aber die einzelnen Schleifen in Stücke zerfallen, die besonders im Stadium der Telophase als versprengte Partikelchen hie und da neben dem Kern zu sehen sind. Charakteristisch für diese Schädigungen sind auch »perlschnurförmige« Chromosomen, wie sie schon Pekarek beschreibt und abbildet. Es hat den Anschein, als hätte die Viskosität unter der Wirkung der Bestrahlung ab- und die Oberflächenspannung gegen das Cytoplasma zugenommen. Daher die Neigung zum Fadenziehen (Brückenbildung) einerseits und das Bestreben der Stäbchen, sich zu tropfenförmigen Gebilden abzurunden, anderseits.

Trotz der großen Anzahl durchmusterter Schnitte (mindestens zehn pro Wurzel, also 800 bei 80 bestrahlten Wurzeln) konnte kein einziger Fall beobachtet werden, der so schwere Störungen aufgewiesen hätte, wie sie etwa Alberti und Politzer, Komuro oder Pekarek beschreiben und abbilden. Die achromatische Figur war in allen beobachteten Zellen anscheinend ungestört; nur in einem Fall war die Spindel gegenüber den Tochterkernen auffallend verschoben. Sonst waren Spindelfigur und Phragmoplastbildung normal. Vorgeschrittene Dispireme konnten allerdings durch Brückenbildung Pseudoamitosen vortäuschen.

Diese Veränderungen sind, wie schon früher erwähnt, erst nach 36 Stunden zu beobachten. Sie treten in ziemlich gleicher Stärke bei allen drei bestrahlten Gruppen gleichzeitig auf. Wir müssen also annehmen, daß unter den gegebenen Bedingungen diese gestörten Mitosen 24 bis 36 Stunden nach der Bestrahlung beim Neueinsetzen der Kernteilungen auftreten und später wieder

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

langsam abklingen. Daß kein Primäreffekt zu beobachten ist, kann zweierlei Ursachen haben. Entweder ist die Bestrahlung so schwach, daß sie zu keinem Primäreffekt führt, wie dies Alberti und Politzer (1926, p. 294) bei Bestrahlung mit $^1/_3$ H beobachten konnten. Oder aber, die Zeit zwischen erster Fixierung und Bestrahlung (12 Stunden) ist zu lang, so daß die Erscheinungen des Primäreffektes schon abgelaufen sind. Darüber könnte nur ein weiterer Versuch entscheiden, bei dem Wurzeln kurze Zeit nach der Bestrahlung fixiert würden. Allerdings war in den nach 12 Stunden fixierten Präparaten nichts auffallendes zu beobachten, das auf irgendwelche früher abgelaufene, abnormale Mitosen hingewiesen hätte. Da die Dosis aber nicht sehr hoch war, so waren schwere Störungen (Pyknose mit nachfolgendem Kernzerfall oder gar nekrotische Zellen) nicht zu erwarten.

Allgemeines.

Aus den vorliegenden Versuchsergebnissen kann man also im wesentlichen zwei Schlüsse ziehen:

1. Auch bei sogenannt röntgenresistenten Pflanzen kann durch verhältnismäßig schwache Dosen eine wesentliche Herabsetzung der Kernteilungsfrequenz und Störungen im Mitosenverlauf (Sekundäreffekt) hervorgerufen werden.

2. Diese Depression der Teilungsfrequenz steht in einem gewissen Zusammenhang mit der Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit.

Man ist nun versucht, beide Erscheinungen miteinander in gesetzmäßige Verbindung zu bringen. Dabei stößt man allerdings auf fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Diese liegen fast ausschließlich darin, daß es mit unseren derzeitigen Methoden so gut wie ausgeschlossen erscheint, die Zeit eines Kernteilungsvorganges im intakten, lebenden Gewebe der Wurzel zu messen. Indirekte Wege sind allerdings schon mehrfach eingeschlagen worden (Stålfelt, Peter), doch sind die Resultate mit großer Unsicherheit behaftet und aus begreiflichen Gründen nicht leicht nachzuprüfen. Wenn ich es trotzdem versuche, einen solchen Weg hier einzuschlagen, so bin ich mir der Unsicherheit des Verfahrens und der daraus gewonnenen Resultate wohl bewußt und will daher auch keine bindenden Schlüsse daraus ziehen. Aus Tabelle 2 entnehmen wir, daß die Länge der Kontrolle am ersten Tag 8·78 *cm*, am siebenten Tag 24·02 *cm* betrug. Der Zuwachs in sechs Tagen beträgt also 15·24 *cm*, das sind durchschnittlich 2·54 *cm* pro Tag. Kennt man die mittlere Länge einer ausgewachsenen Zelle in der Wurzel, so kann man aus dem obigen Wert diejenige Anzahl Zellen entnehmen, die pro Reihe in 24 Stunden entstanden sind.

Zur Bestimmung der Länge benützte ich die Kontrollen meiner Schnittserien. 5 *mm* von der Spitze (so lang waren die Wurzelspitzen) wurde mit einem starken Objektiv (8a Reichert)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

und einem Okularmikrometer wahllos eine Anzahl Zellen herausgegriffen und ihre Länge gemessen. Ich erhielt z. B. folgende Werte (Wurzel K; 36 Stunden; 1) in Mikrometerteilstrichen:

25, 35, 35, 44, 45, 45, 48, 50, 52, 52, 53, 55, 55, 60, 60, 65, 65, 65, 70.

Das gibt einen Mittelwert von 51 Teilstrichen; 1 Teilstrich = 2·32 μ, also 118 μ. Nach Sachs (1893, p. 814) haben *Zea mays*-Wurzeln im fünften Millimeter von der Spitze noch einen Zuwachs von zirka 0·8 *mm*.

Wenn wir also annehmen, daß die oben gemessenen Zellen noch um 0·8 ihrer Länge zunehmen, erhalten wir eine mittlere Zellänge von rund 210 μ. In 24 Stunden werden also

$$\frac{25 \cdot 4}{0 \cdot 21} = 121 \text{ Zellen in einer Reihe gebildet.}$$

Auf 50 Zellreihen also 6050 Zellen, d. h.:

252 Zellen pro Stunde.

Aus den Kontrollen der Kernteilungsversuche (Serie VIII, 2) ergibt sich ein Mittel von 53·6 Teilungen. Da dies die Teilungen im ersten Millimeter der Wurzelspitze sind, so müssen wir, obwohl die Kernteilungen rasch abnehmen, noch etwa 10 bis 20% dazurechnen, das sind also 5·4 bis 10·7 Kernteilungen. Wir erhalten also einen Durchschnittswert von 60 Kernteilungen auf 50 Reihen. Da in einer Stunde 252 Zellen gebildet werden, muß eine Kernteilung

$$\frac{60}{252} \text{ Stunden, oder } \frac{3600}{252} = 14 \cdot 3 \text{ Minuten dauern.}$$

Dieser Wert ist natürlich mit großen Fehlern behaftet. Nachdem aber Stålfelt (1921) aus seinem *Pisum*-Material (bei 17 3°) einen Wert von 12 Minuten errechnet hat, so halte ich das für eine sehr gute Übereinstimmung, wenigstens der Größenordnung nach.

Nach Politzer (1925) dauert der »Primäreffekt« etwa doppelt so lange als eine normale Mitose. Da bei seinem Versuchsobjekt (Tritonlarven) die Teilungen $2^1/_2$ bis 7 Stunden (je nach der Temperatur) dauern, so erhält er Primäreffekte während 5 bis 18 Stunden. Mit diesem Resultat können wir unsere Versuchsergebnisse natürlich nicht unmittelbar vergleichen. Da seine längste Bestrahlungszeit 70 Minuten betrug, während eine Kernteilung bei Triton bei mittlerer Temperatur etwa 3 bis 4 Stunden (siehe die Kurve bei Politzer, 1924, p. 69)[1] benötigt, so bekamen die Zellen die beträchtliche Dosis von 20 H in $^1/_5$ der Kernteilungszeit verabfolgt.

[1] Vgl. dazu auch Ephrussi, 1927.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Der Primäreffekt geht also auf Einflüsse zurück, die sicher während eines kurzen Abschnittes der Mitose einwirken konnten. Ganz anders verhält es sich bei der kurzen Kernteilungszeit der Wurzeln. Selbst eine kurze Bestrahlung (z. B. 15 Minuten) wirkt unter Umständen fast während der ganzen Mitosendauer ein. So müssen also auch bei einer unmittelbar darauffolgenden Teilung die vorhandenen Kernteilungen während der ganzen Mitosenzeit, vielleicht noch vorher als Ruhekerne, bestrahlt worden sein. In Kernteilungszeiten gerechnet, wird daher eine Tritonkernteilung einer Bestrahlung von sehr hoher Intensität, in kurzer Zeit, ausgesetzt, während eine Wurzelkernteilung zwar mit derselben Intensität, aber in der kurzen Zeit mit einer viel kleineren Energiemenge bestrahlt wird.[1] Die Wurzelkerne werden also während einer relativ sehr langen Zeit ihres Kernteilungszustandes bestrahlt; stärkere Bestrahlungen (16 H = = 28 Minuten) wirken während der ganzen Teilungsphase und zum Teil noch in der Interphase. Es wäre daher zu erwarten, daß solche Kerne sich anders verhalten als Tritonkerne mit sehr langer Phasenzeit, nämlich daß die Zeiten des Primäreffektes, der kernteilungsfreien Zwischenzeit und des Sekundäreffektes in anderen Verhältnissen zueinander stehen, als Politzer gefunden hat. Jedenfalls ist in meinen Präparaten 12 Stunden nach der Bestrahlung von Primäreffekten nichts oder nichts mehr zu sehen. Auch Pekarek (1927) findet bei kurzen Bestrahlungen 2 Stunden darauf die ersten abnormalen Mitosen; bei Bestrahlungen, die sich über längere Zeit ausdehnen ($1^1/_2$ Stunden mit Unterbrechungen, bei einer Gesamtexposition von 40 Minuten), finden sich solche sofort darnach; dabei ist aber die Zahl der Kernteilungen noch nicht herabgesetzt.

Sehen wir uns den Wachstumsversuch (VIII, 3) an (Tab. 2), so finden wir bei den bestrahlten Gruppen eine Wachstumsverzögerung. Ein Teil dieses Längenverlustes der Wurzeln muß zweifellos auf Konto der ausgefallenen Kernteilungen gesetzt werden. Diesen Anteil können wir, wenn auch nicht genau bestimmen, so doch durch Rechnung abschätzen. Betrachten wir zu diesem Zweck die Kurve der Kernteilungsdepression für die 4 H-Gruppe (Fig. 4).

Durch Extrapolation wurde die Kurve bis zur Abszissenachse verlängert. Sie trifft diese bei 130 *mm*. Durch die Depression geht für die 4 H-Gruppe jene Fläche (als Ausdruck für Kernteilungszahl mal Zeit) verloren, die die Kurve mit der Abszissenachse einschließt. Die Oberfläche dieser Figur ergibt sich durch eine einfache Berechnung (2 Dreiecke und 3 Trapeze).

Wir erhalten auf diese Weise den Wert von rund 2000 mm^2 Dies entspricht $15 \cdot 4\%$ von der Gesamtfläche. Diese ist aber nichts anderes als der Ausdruck der Summen der in der Kontrolle in 65 Stunden abgelaufenen Kernteilungen.

[1] In den herangezogenen zwei Beispielen (bei Triton $3^1/_2$ Stunden, bei *Zea* 15 Minuten, ein Verhältnis von etwa 14 : 1.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Da in der Kontrolle durchschnittlich 60 Kernteilungen gleichzeitig im Gange sind und eine Kernteilung zirka 14·3 Minuten zu ihrem Ablauf benötigt, so beträgt die Zahl der in 65 Stunden abgelaufenen Kernteilungen

$$\frac{65 \times 60 \times 60}{14 \cdot 3} = 16350.$$

15·4% davon sind 2520. Diese Anzahl Kernteilungen ist in der 4 H-Gruppe unterblieben. Für die Wurzelverlängerung gehen also

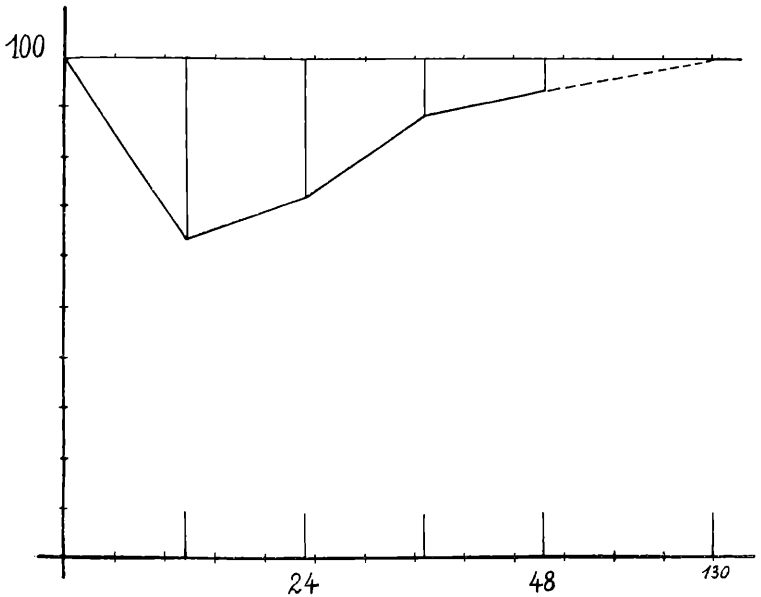

Fig. 4. Kernteilungsfrequenzkurve der 4 H-Wurzeln, extrapoliert bis zur Abszissenachse. Ordinate = Zahl der Kernteilungen in Prozent der Kontrolle (diese entspricht der Abszisse in ihrem Verlauf). Abszisse = Stundenzahl nach der Bestrahlung. 24 Stunden = 48 *mm* (dieses willkürliche Verhältnis ist aus der ursprünglichen Zeichnung auf Millimeterpapier übernommen).

2520 Zellen (auf 50 Reihen) verloren. Auf eine Reihe kommen 50·4 Zellen von zirka 0·2 *mm* Länge, das entspricht

10·8 *mm*.

Um diese Länge sollte die Wurzel der 4 H-Gruppe kürzer sein, wobei wir selbstverständlich voraussetzen, daß die Kernteilungen nicht verlangsamt sind.[1]

[1] Inwieweit die Streckung der Zellen durch die Bestrahlung beeinflußt wird, wissen wir nicht. Die 4 H-Wurzeln sehen sowohl im Vegetationsversuch wie auch in den Schnittpräparaten ganz normal aus (vgl. dazu Sierp und Robbers, 1923; Pekarek, 1927).

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Da die Länge der Kontrollen am siebenten Tag 24 *cm* betrug, so sollte die 4 H-Gruppe $24 - 1 \cdot 08 = 22 \cdot 9$ *cm* messen. Tatsächlich betrug aber ihre Länge 19·4 *cm*; sie ist also um 3 5 *cm* kürzer, als theoretisch gefordert wurde. Es dürften daher in der Wurzel, sei es im Tempo der Kernteilung, sei es im Streckungswachstum, wenigstens vorübergehend, Veränderungen vor sich gegangen sein.

Aus diesen, allerdings noch sehr unsicheren Betrachtungen, sehen wir wenigstens das eine, daß die Wachstumshemmung durch Bestrahlung sich nicht lediglich auf den Ausfall von Kernteilungen reduzieren läßt. Tatsächlich haben auch die Beobachtungen von Pekarek ergeben, daß die definitive Länge der Zellen bestrahlter Wurzeln hinter der normaler Wurzeln zurückbleibt. Zudem dürften sich auch Korrelationen geltend machen; doch wissen wir darüber noch so gut wie nichts.

Zusammenfassung.

1. Mit Röntgenstrahlendosen von 4, 8 und 16 H bestrahlte *Zea mays*-Wurzeln weisen im Wurzelmeristem eine Depression der Kernteilungsfrequenz auf, die um so stärker ist, je höher die verabreichte Dosis war. Sie beträgt bei 4 H 36%.

2. Bei der eintretenden Erholung geht die Kernteilungsdepression sowohl zeitlich als auch zahlenmäßig zurück, und zwar um so rascher, je schwächer die Bestrahlung war. Eine kernteilungsfreie Zeit war aus den gegebenen Zahlen nicht zu ersehen.

3. Das Verhältnis der einzelnen Kernteilungsphasen zueinander bleibt im wesentlichen unverändert. Nur an den Prophasen zeigt sich eine vorübergehende, stärkere Depression, die darauf hindeutet, daß durch die Bestrahlung in erster Linie ein verzögertes Eintreten der Ruhekerne in die Teilungsphasen für die allgemeine Kernteilungsdepression verantwortlich zu machen ist.

4. Ein »Primäreffekt« im Sinne Politzer's ist nach 12 Stunden nicht vorhanden. Dagegen treten nach 36 Stunden anomale Mitosen auf, die zum »Sekundäreffekt« zu rechnen sind. Die beobachteten Anomalien sind aber im vorliegenden Falle nicht so weitgehend, daß die Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne wesentlich gestört wäre.

5. Aus diesen Tatsachen läßt sich schließen, daß sich auch sogenannt strahlenresistente Pflanzen in cytologischer Hinsicht prinzipiell gleich verhalten wie strahlenempfindliche und daß nur ihr Wachstum, wie der Vegetationsversuch erkennen läßt, nicht auffallend alteriert wird. Die Wachstumsdifferenzen, insbesondere in den oberirdischen Teilen, sind so gering, daß sie sich der Beobachtung entziehen, wie dies auch bisher der Fall war.

6. Auf Grund von Vergleichen zwischen Kernteilungsfrequenz und Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln wird versucht, rechnerisch nachzuweisen, daß für die Wachstumsverzögerung der Wurzeln der Ausfall an Kernteilungen nicht allein verantwortlich gemacht werden kann.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Alberti W und Politzer G.: Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. I, Bd. 100, 1923, und II, Bd. 103, 1924.

Bersa E.: Strahlenbiologische Untersuchungen I, Zur Frage der Röntgenreizwirkung an Keimlingen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., Abt. I, Bd. 135, 1926.

Ephrussi B.: Sur les coefficients de température des différentes phases de la mitose des oeufs d'Oursin. Protoplasma, Bd. I, 1927.

Iven H. Neue Untersuchungen über die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Pflanze. Strahlentherapie, Bd. 19, 1925.

Koernicke M.: Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Pflanze. Handbuch der gesamten medizinischen Anwendung der Elektrizität, Bd. III, 2. Teil, Lief. 3, 1922.

Komuro H.: Cytological and physiological changes in *Vicia faba* irradiated with Röntgen-rays. Bot. Gaz. Chicago, 1924, Bd. 4.

Linsbauer K. Röntgenologische Untersuchungen an Moosen und Farnen. Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen, Bd. 34, 1926.

Martius H.: Bohnenversuche an Röntgenstrahlen. Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen, Bd. 32, 1924.

Pekarek J.: Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Kern- und Zellteilung bei Wurzelspitzen von *Vicia faba*, Planta, Bd. 4, 1927.

Peter K.: Über die Dauer der indirekten Kernteilung bei Amphibien. Zeitschrift f. Morph. und Anthropol., Bd. 24, 1924.

Politzer G.: Über Störungen des Kernteilungsrhythmus. Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung III; Zeitschrift f. Zellforschung u. mikroskop. Anatomie, Bd. 3, 1925, Heft 1.

Sachs J.: Gesammelte Abhandlungen über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Bd. II, 1893.

Sierp H. und Robbers F.: Über die Wirkungen der Röntgenstrahlen auf das Wachstum der Pflanzen. Strahlentherapie, Bd. 14, 1922.

Stålfelt M. G.: Studien über die Periodizität der Zellteilung und sich daran anschließende Erscheinungen. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar. Bd. 62, Nr. 1, 1921.

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Anhang.

Bemerkungen: In der ersten Kolonne bedeutet die Zahl 12, 24 etc. die Anzahl der Stunden nach der Bestrahlung. Die Zahlen in den übrigen Kolonnen sind Mittelwerte aus 10 Medianschnitten. Die letzte Kolonne ist die Zahl der Zellreihen.

Kleine Differenzen zwischen der Zahl in der Kolonne »Summe« und der Summe der vier Kernteilungsphasenwerte beruhen darauf, daß fast alle Rechnungen mit einem Rechenschieber gemacht wurden.

Tabelle 4.

Wurzelnummer im Protokoll	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Reihen
K; 12; 1	9·1	9·8	2·8	6·7	28·5	56·0
K; 12; 2	10·3	19·0	4·7	10·0	44·1	56·1
K; 12; 3	14·0	20·2	4·7	8·0	47·8	52·7
K; 12; 4	11·4	17·3	4·0	9·6	32·3	59·0
K; 12; 5	7·1	9·8	3·4	6·5	26·8	53·4
4 H; 12; 1	3·9	6·5	1·5	3·5	21·5	58·9
4 H; 12; 2	4·1	7·2	2·6	5·1	19·1	57·2
4 H; 12; 3	5·5	8·7	3·2	5·4	22·8	55·8
4 H; 12; 4	7·2	10·4	3·2	7·3	28·1	53·7
4 H; 12; 5	3·7	7·2	3·6	4·5	18·9	52·0
8 H; 12; 1	3·4	7·7	3·0	4·1	18·2	53·6
8 H; 12; 2	2·9	5·3	2·1	4·6	14·9	54·0
8 H; 12; 3	3·2	9·0	2·5	4·6	19·3	55·4
8 H; 12; 4	2·1	4·3	1·9	3·9	12·2	53·4
8 H; 12; 5	4·6	9·6	2·9	4·9	21·9	52·4
16 H; 12; 1	5·0	8·0	2·0	2·5	17·4	60·3
16 H; 12; 2	1·4	2·7	0·9	0·7	5·7	55·
16 H; 12; 3	2·1	2·8	0·4	1·2	6·5	58·9
16 H; 12; 4	0·7	2·6	0·2	0·5	4·0	56·1
16 H; 12; 5	1·9	3·1	1·0	1·3	7·3	54·8

Tabelle 5.

Wurzelnummer im Protokoll	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Reihen
K; 24; 1	15·2	23·4	4·3	13·5	56·4	53·2
K; 24; 2	11·0	25·7	5·4	15·7	57·8	55·6
K; 24; 3	14·9	22·7	6·1	15·5	59·2	56·6
K; 24; 4	16·7	22·6	5·7	13·4	58·4	52·0
K; 24; 5	16·8	25·1	4·9	16·3	63·2	52·6

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(Zu Tabelle 5.)

Wurzelnummer im Protokoll	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Reihen
4 H; 24; 1	4·5	17·5	5·3	11·2	38·5	50·6
4 H; 24; 2	5·9	17·4	4·7	12·4	40·4	53·1
4 H; 24; 3	11·8	28·1	7·7	18·9	66·4	53·0
4 H; 24; 4	4·6	18·1	4·8	13·1	40·6	54·9
4 H; 24; 5	3·1	10·4	2·4	10·9	26·8	56·6
8 H; 24; 1	2·8	5·2	1·2	4·6	13·8	59·4
8 H; 24; 3	4·2	11·0	1·5	8·0	24·7	53·8
8 H; 24; 4	1·9	9·0	1·6	6·5	19·0	59·8
8 H; 24; 5	1·9	7·8	1·3	5·0	16·0	57·7
16 H; 24: 1	0·2	1·2	0·2	0·9	2·5	55·6
16 H; 24; 2	0·5	5·2	1·6	3·3	10·5	61·9
16 H; 24; 3	0·3	2·5	0·6	1·3	4·8	62·0
16 H; 24; 4	0·2	2·5	0·5	2·4	5·6	56·8
16 H; 24; 5	0·2	1·7	0·5	2·2	4·6	55·6

Tabelle 6.

Wurzelnummer im Protokoll	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Reihen
K; 36; 1	16·7	24·0	4·9	20·6	66·3	55·8
K; 36; 2	22·3	26·7	5·7	22·5	77·2	50·1
K; 36; 3	14·7	25·6	3·6	22·9	66·7	52·8
K; 36; 4	18·9	26·9	5·0	21·0	71·8	53·9
K; 36; 5	15·4	29·5	5·4	22·5	72·8	56·9
4 H; 36; 1	16·1	20·6	4·2	16·9	57·9	50·6
4 H; 36; 2	25·5	19·2	4·7	21·4	70·8	53·9
4 H; 36; 3	15·2	23·6	5·3	19·7	63·7	49·2
4 H; 36; 4	12·4	20·7	2·6	16·6	52·3	59·0
4 H; 36; 5	21·7	26·7	3·8	16·4	68·7	53·5
8 H; 36; 1	10·1	13·5	3·1	11·4	38·1	53·9
8 H; 36; 2	18·6	18·7	3·7	9·5	50·6	54·5
8 H; 36; 3	22·2	26·2	5·2	17·1	70·7	54·2
8 H: 36; 4	20·6	21·3	3·7	12·1	57·7	56·4
8 H; 36; 5	15·3	22·8	4·2	12·5	54·7	55·3
16 H; 36; 1	·1	4·9	0·5	2·3	9·7	55·5
16 H; 36; 2	2·5	5·0	0·7	2·5	10·6	52·7
16 H: 36; 3	7·1	11·0	1·9	5·5	25·5	53·0
16 H: 36; 4	9·6	14·2	3·4	9·7	37·1	54·4
16 H; 36; 5		3·2	0·2	1·5	7·3	55·9

©Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 7

Wurzelnummer im Protokoll	Prophase	Metaphase	Anaphase	Telophase	Summe	Reihen
K; 48; 1	17·8	22·8	4·3	16·6	61·0	51
K; 48; 2	18·2	21·7	6·3	22·6	68·7	53·6
K; 48; 3	9·6	9·5	1·0	6·5	26·6	55·7
K; 48; 4	8·6	23·9	3·7	17·3	53·4	57·8
K; 48; 5	12·3	20·4	3·2	11·4	47·3	53·8
K; 48; 6	10·8	19·3	2·5	14·9	47·5	54·8
4 H; 48; 1	7·3	19·8	4·0	13·5	44·6	56·4
4 H: 48; 2	2·6	15·1	5·3	16·8	39·8	50·0
4 H; 48; 4	19·1	20·7	3·7	19·5	62·9	49·8
4 H; 48; 5	12·1	21·4	3·8	15·0	52·4	51·2
8 H; 48; 1	8·5	13·1	3·2	13·2	38·0	55·5
8 H; 48; 2	7·2	18·7	2·9	14·6	43·4	56·4
8 H; 48; 3	7·1	15·8	3·6	8·2	34·8	48·6
8 H; 48; 4	9·5	17·2	2·8	13·8	43·3	59·8
8 H; 48; 5	16·2	18·7	4·6	16·4	55·9	53·1
16 H; 48; 1	12·4	14·8	2·7	10·6	40·4	46·8
16 H; 48; 2	6·3	8·5	1·8	8·4	25·1	52·2
16 H; 48; 3	10·5	15·7	3·3	14·4	43·9	49·7
16 H; 48; 4	3·1	3·0	0·6	2·1	8·7	53·9
16 H; 48;	1 1	9·0	1·1	6·4	17·7	57·6